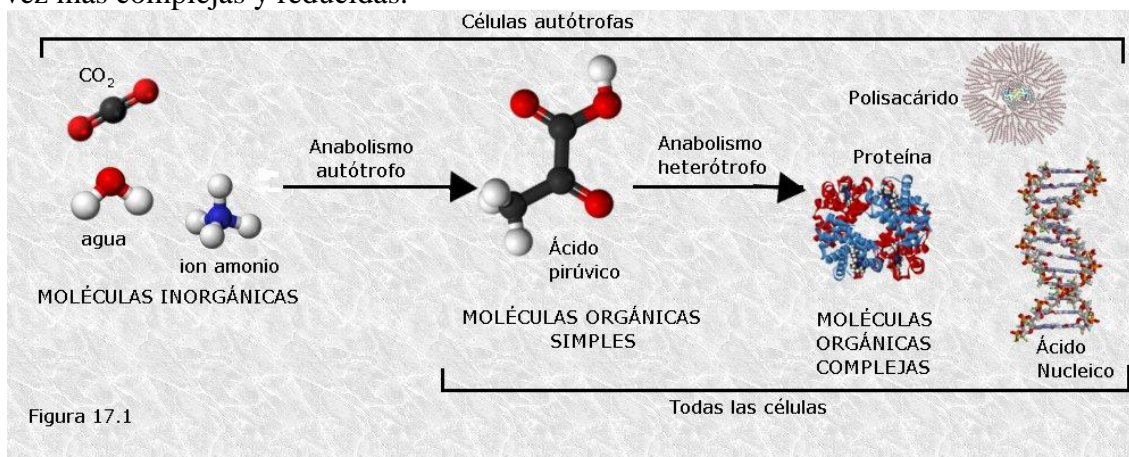


TEMA 17: EL ANABOLISMO.

El anabolismo es la fase del metabolismo en la que a partir de unos pocos precursores sencillos y relativamente oxidados se obtienen moléculas orgánicas cada vez más complejas y reducidas.



Podemos distinguir dos tipos de anabolismo:

- Anabolismo autótrofo.**- Consiste en la síntesis de moléculas orgánicas sencillas a partir de precursores inorgánicos tales como el CO₂, el H₂O y el NH₃. Solamente pueden realizarlo las células autótrofas (ver Figura 17.1). Existen dos modalidades de anabolismo autótrofo: la **fotosíntesis**, que utiliza la energía de la luz (en las células fotolitótrofas), y la **quimiosíntesis**, que utiliza la energía liberada en reacciones redox (en las células quimiolitótrofas)
- Anabolismo heterótrofo.**- Consiste en la síntesis de moléculas orgánicas progresivamente más complejas a partir de moléculas orgánicas más sencillas. Todas las células pueden llevarlo a cabo (también las autótrofas). Utiliza la energía del ATP y coenzimas reducidos que se obtienen en el catabolismo.

1.-ANABOLISMO AUTÓTROFO: FOTOSÍNTESIS.

La fotosíntesis es un proceso que llevan a cabo las células *fotolitótrofas* en el que, utilizando la energía luminosa capturada por ciertos pigmentos, se sintetiza materia orgánica a partir de materia inorgánica. Su ecuación global puede escribirse como sigue:



El CO₂ puede sustituirse en esta ecuación por sales minerales como nitratos o sulfatos, que también se incorporan a la materia orgánica por este procedimiento.

Puede apreciarse que la ecuación presenta un gran parecido con la de la respiración celular. Veremos que no se trata de una simple coincidencia.

La fotosíntesis tiene lugar principalmente en los **cloroplastos**, siendo la principal función que desempeña este orgánulo en las células de las plantas verdes y de

las algas. Sin embargo, algunas células procariotas (como ciertas bacterias y las algas cianofíceas) también realizan la fotosíntesis a pesar de no poseer estos orgánulos, ya que poseen pigmentos fotosintéticos asociados a sus respectivas membranas plasmáticas.

Las reacciones de la fotosíntesis pueden agruparse en dos grandes bloques: la **fase luminosa**, en la que la energía de la luz capturada por los pigmentos fotosintéticos se transforma en energía química del *ATP* y *NADPH*, y la **fase oscura**, en la que la energía acumulada en estos dos compuestos es utilizada para transformar el dióxido de carbono y las sales minerales en materia orgánica.

Vamos a considerar en primer lugar la naturaleza y localización de los pigmentos encargados de capturar la energía luminosa, y a continuación analizaremos en detalle las dos fases de la fotosíntesis.

1.1.-PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS. FOTOSISTEMAS.

La membrana tilacoidal de los cloroplastos, además de los lípidos y las proteínas característicos de toda membrana, posee un 12% de otras sustancias que se denominan, debido a su capacidad para absorber luz, **pigmentos fotosintéticos**. Existen dos tipos principales de pigmentos: las **clorofilas** y los **carotenoides**. Ambos tienen en común el poseer un sistema de dobles enlaces conjugados (dobles enlaces que se alternan con enlaces sencillos). Esta circunstancia es la que les permite absorber la energía luminosa, ya que los electrones de éste sistema de dobles enlaces conjugados pueden "excitarse", es decir, pasar a niveles energéticos superiores, sin que la molécula se rompa. Los distintos tipos de pigmentos están especializados en absorber luz de una determinada longitud de onda, por lo que, actuando de modo coordinado, cubren todo el espectro de la luz visible.

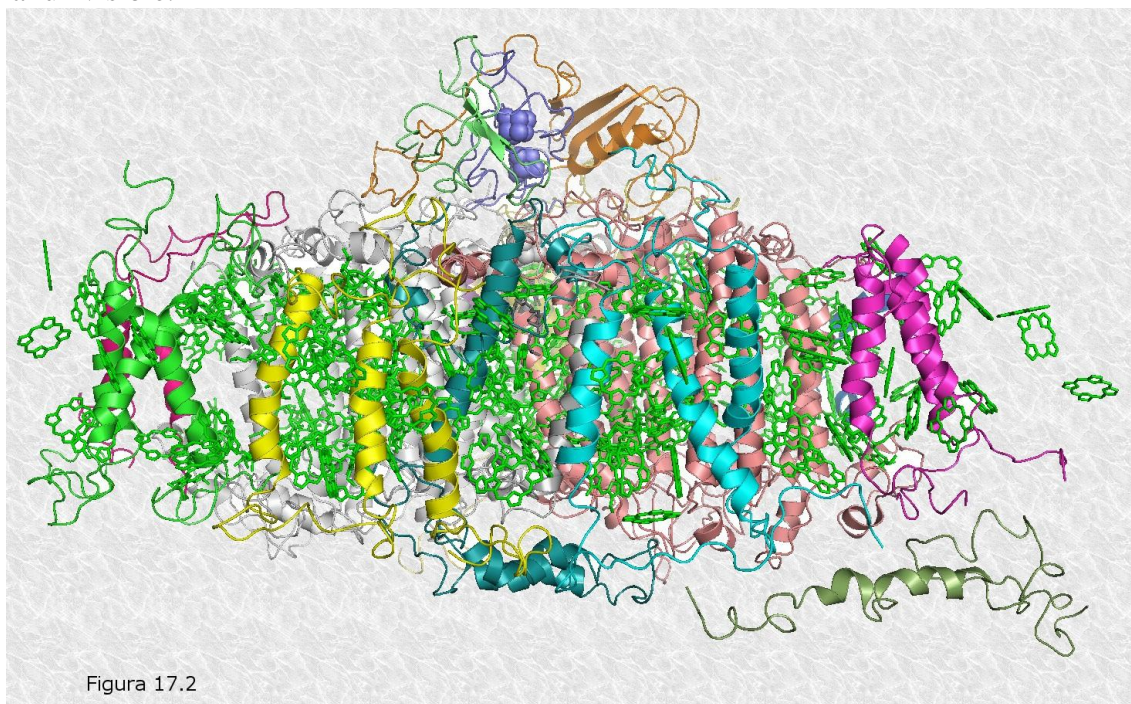


Figura 17.2

Los pigmentos fotosintéticos no están distribuidos al azar por la membrana tilacoidal sino que están organizados formando **fotosistemas** (Figura 17.2). Un fotosistema es una unidad funcional constituida por:

- a) **Un complejo antena.**- Está formado por varios centenares de moléculas de clorofilas, carotenoides y también proteínas, que absorben la energía de la luz de diferentes longitudes de onda y la

canalizan hacia una única molécula de clorofila denominada **clorofila diana**. La antena funciona como una especie de embudo para capturar la energía luminosa

- b) **Un centro de reacción.**- Está formado por la clorofila diana, un dador de electrones y un aceptor de electrones que pueden variar de unos fotosistemas a otros.

Existen dos tipos de fotosistemas: el **fotosistema I (PS I)** y el **fotosistema II (PS II)**, que difieren en el tipo de clorofila diana que poseen. En adelante hablaremos exclusivamente de fotosistemas y no de sus pigmentos constituyentes.

1.2.-FASE LUMINOSA.

Las reacciones de la fase luminosa guardan cierto parecido con las de la última fase de la respiración celular. También consisten en un *transporte de electrones* a través de una cadena de transportadores que, en este caso, está ubicada en la membrana tilacoidal de los cloroplastos. Sin embargo existe una diferencia importante: mientras que en la mitocondria el transporte electrónico se realizaba a favor de gradiente de potencial redox, es decir, desde buenos dadores de electrones a buenos aceptores, en el cloroplasto este transporte se realiza en sentido contrario, desde el H_2O , que es un débil dador de electrones, hasta el $NADP^+$, que es un débil aceptor. Este transporte electrónico "cuesta arriba" es un proceso endergónico, y no tendría lugar si no se le suministra energía. Aquí es donde interviene la energía luminosa captada por los pigmentos fotosintéticos: es utilizada para impulsar los electrones desde el agua hasta el $NADP^+$, que se reduce entonces para dar $NADPH$.

En la [Figura 17.3](#) se pueden apreciar los detalles del transporte electrónico fotosintético.

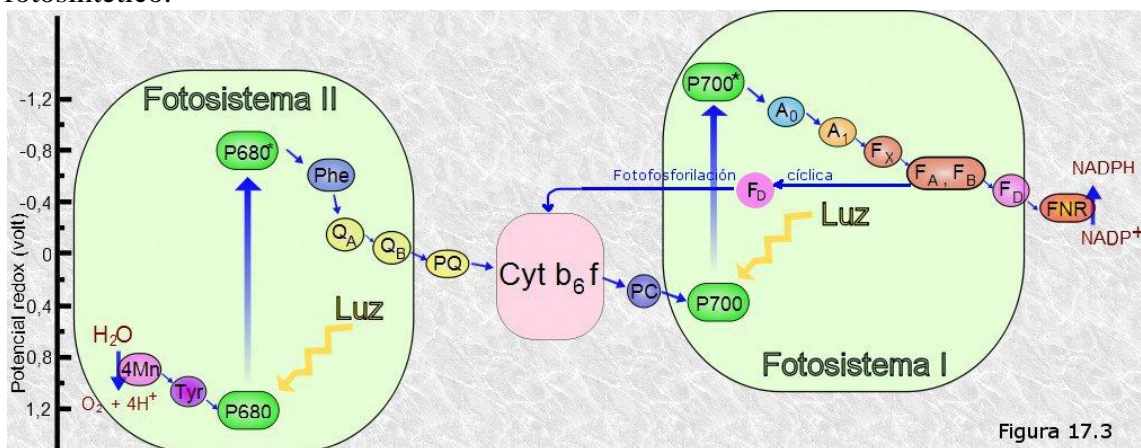


Figura 17.3

El proceso comienza cuando la luz excita un par de electrones del PS II, que se oxida, y puede aceptar ahora otros dos electrones procedentes del agua volviendo a su estado inicial. Para ello la molécula de agua se rompe (*fotólisis del agua*) liberando así el oxígeno, que es uno de los productos de la fotosíntesis. Los electrones excitados del PS II son cedidos a la cadena de transportadores. Al mismo tiempo que esto sucedía, un par de electrones del PS I fueron excitados por la luz y cedidos a otro tramo de la cadena que los conduce al $NADP^+$ que se reduce a $NADPH$. Los electrones procedentes del PS II son cedidos ahora al PS I que recupera su estado inicial.

Aunque globalmente el transporte electrónico fotosintético se realiza "cuesta arriba", el uso combinado de los dos fotosistemas permite la existencia de un tramo descendente en el que los electrones circulan a favor de gradiente de potencial redox. En este tramo se libera algo de energía que, de modo similar a lo que ocurre en la

mitocondria, es utilizada para bombear protones a través de la membrana tilacoidal (desde el estroma al espacio intratilacoide), creando así un gradiente electroquímico de protones. En esta membrana también existe una *ATP-sintetasa* que, gracias a la energía liberada al regresar los protones al estroma, puede sintetizar *ATP*. Dado que el tramo descendente al que aludimos es corto comparado con la totalidad de la cadena, se bombean muy pocos protones y sólo se obtienen una molécula de *ATP* por cada par de electrones que circulan desde el agua al *NADP+*. El proceso descrito recibe el nombre de **fotofosforilación no cíclica**.

Haciendo un balance de lo ocurrido se observa que por cada molécula de agua que se rompe por fotólisis se obtiene **una molécula de *NADPH* y una molécula de *ATP***. Esto plantea un problema, ya que, como veremos, en la fase oscura se necesita más cantidad de *ATP* que de *NADPH*. Por ello, las células fotosintéticas se ven obligadas a recurrir a un mecanismo alternativo al que hemos descrito que les permita obtener *ATP* sin obtener *NADPH*.

Este mecanismo alternativo recibe el nombre de **fotofosforilación cíclica** y consiste en lo siguiente: los electrones excitados del PS I, en lugar de ser cedidos al *NADP+*, lo son a los transportadores del tramo descendente de la cadena, regresando al PS I; en este regreso se libera energía suficiente para bombear protones y obtener *ATP* (ver Figura 17.3). A diferencia de lo que ocurre en la fotofosforilación no cíclica, no participa el agua, no se libera oxígeno, no participa el PS II y no se obtiene *NADPH*.

1.3.-FASE OSCURA.

Las reacciones de la fase oscura tienen lugar en el estroma y en ellas la energía química del *ATP* y *NADPH* obtenidos durante la fase luminosa es utilizada para fijar el CO_2 y las sales minerales en forma de materia orgánica. Por lo tanto, aunque estas reacciones pueden transcurrir en ausencia de luz, dependen de los productos de la fase luminosa. Es más, el tiempo durante el que dichas reacciones tienen lugar en la oscuridad es muy limitado, y sólo se prolonga mientras los productos de la fase luminosa no se agotan por completo, por lo que quizás la denominación de 'fase oscura' no sea del todo afortunada.

Las reacciones son diferentes según se trate de la fijación del CO_2 o de las sales minerales.

1.3.1.- FIJACIÓN DEL CO_2 . CICLO DE CALVIN.

La fijación fotosintética del CO_2 se lleva a cabo mediante una ruta metabólica cíclica conocida como **ciclo de Calvin** en honor a su descubridor. Se trata de una ruta muy compleja que pudo haber evolucionado a partir de la ruta de las pentosas (ver Figura 17.4). Sin entrar en detalles vamos a resumir los principales acontecimientos que tienen lugar en esta ruta:

- 1) El CO_2 se fija inicialmente sobre la **ribulosa-1,5-difosfato (5C)**, que es la molécula aceptora, dando lugar a 2 moléculas de **ácido fosfoglicérico (3C)**.
- 2) El ácido fosfoglicérico, a expensas del *ATP* y *NADPH* procedentes de la fase luminosa, se reduce a **gliceraldehido-3-fosfato**, que está en equilibrio con su isómero, la **dihidroxiacetona-fosfato**.
- 3) Estos dos **fosfatos de triosa** son utilizados en parte para regenerar la ribulosa-difosfato mediante una serie de reacciones

que implican gasto de *ATP*, y en parte son desviados hacia el anabolismo heterótrofo para servir de precursores a distintos tipos de biomoléculas.

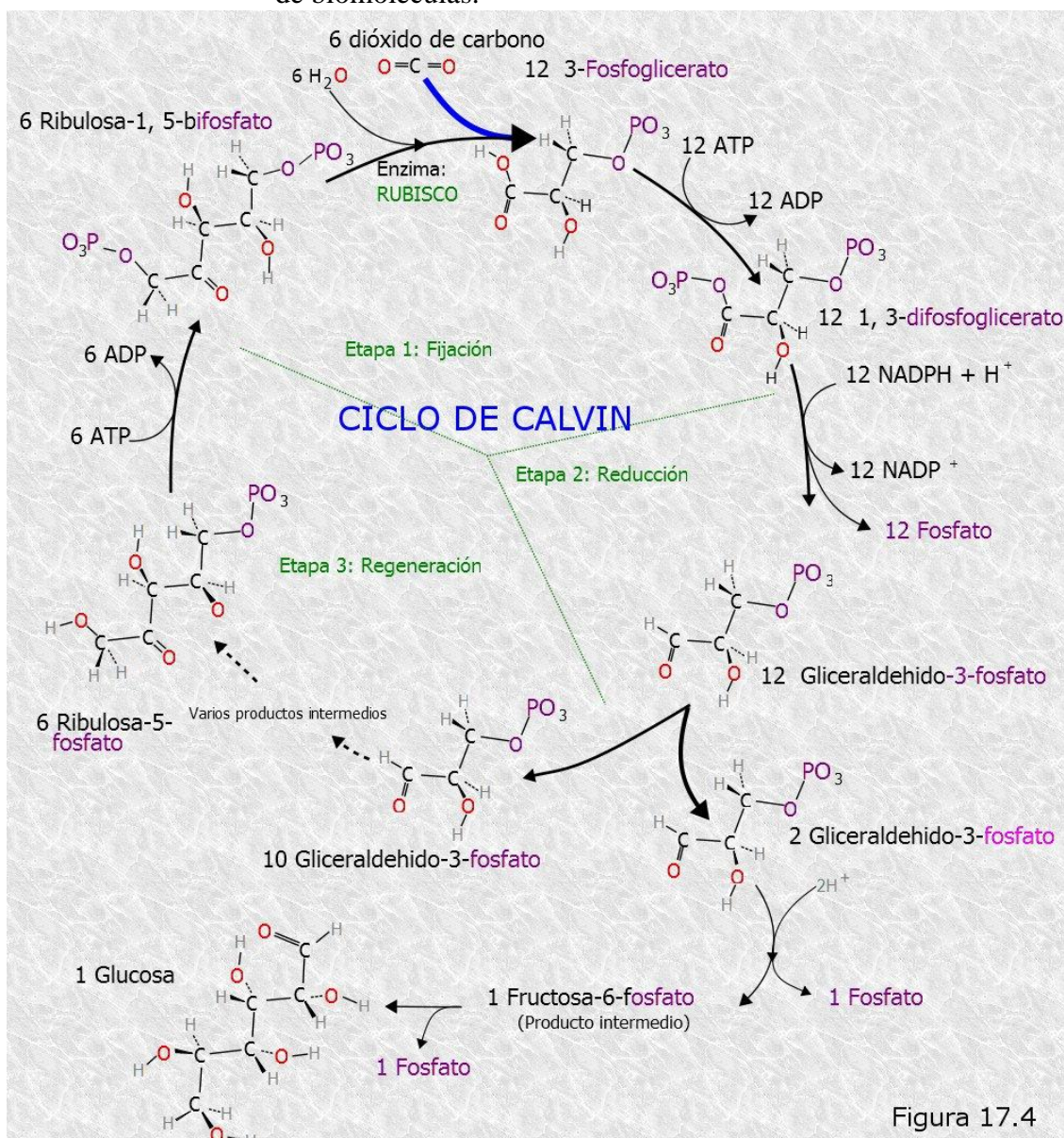


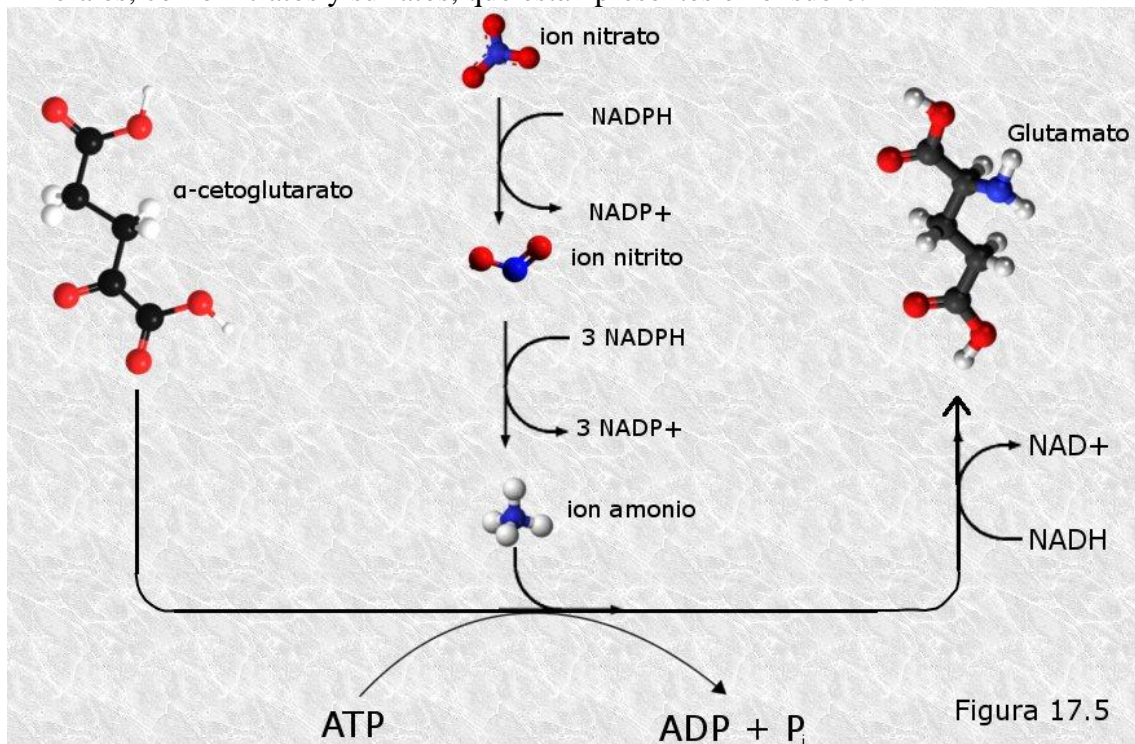
Figura 17.4

Hay que destacar que el enzima que cataliza la primera de estas etapas, la **ribulosa-difosfato carboxilasa**, es un enzima relativamente lento, por lo que constituye un verdadero factor limitante para la velocidad de la fotosíntesis. Además este enzima puede utilizar como sustrato al oxígeno en lugar del dióxido de carbono, dando lugar a una secuencia de reacciones que terminan liberando CO_2 . Este fenómeno se conoce como **fotorrespiración** y es responsable de una sensible disminución en el rendimiento de la fotosíntesis (la fotosíntesis fija CO_2 y la fotorrespiración lo libera). Algunas plantas tropicales, llamadas plantas C_4 , evitan este problema fijando inicialmente el CO_2 mediante una ruta alternativa al ciclo de Calvin, la *ruta de Hatch y Slack*, en la que el enzima responsable de la fijación no se ve interferido por el oxígeno.

1.3.2.- FIJACIÓN DEL NITRÓGENO Y EL AZUFRE.

Además del carbono, las células fotosintéticas necesitan de otros elementos como el nitrógeno y azufre para poder sintetizar algunas biomoléculas como por

ejemplo los aminoácidos. Estos elementos son incorporados en forma de sales minerales, como nitratos y sulfatos, que están presentes en el suelo.



Los *nitratos* son inicialmente reducidos a *nitritos* y después a *amoníaco*, a expensas del poder reductor del *NADPH* obtenido en la fase luminosa. A continuación, el amoníaco es incorporado al esqueleto carbonado del ácido *α-cetoglutarico* para dar *ácido glutámico* en una reacción que consume *ATP* procedente también de la fase luminosa (Figura 17.5).

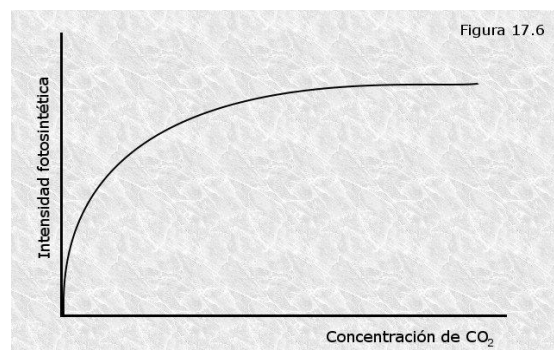
De modo parecido, los *sulfatos* son reducidos a *sulfitos* y después a *ácido sulfhídrico*, que a continuación se incorpora en el esqueleto de algunos aminoácidos como la *cisteína*.

1.4.-FACTORES QUE AFECTAN A LA FOTOSÍNTESIS.

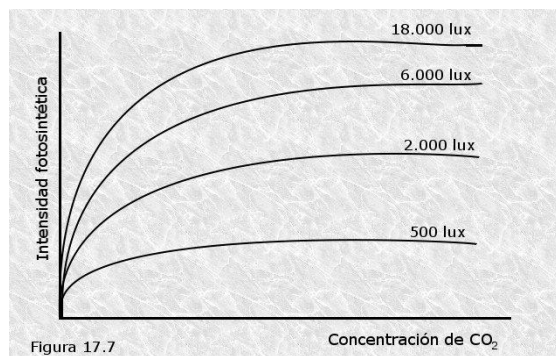
Hay una serie de factores ambientales que afectan a la intensidad de la fotosíntesis, es decir, al ritmo con el que las células fotosintéticas fijan la materia inorgánica en forma de materia orgánica. Dado que la fotosíntesis es un proceso que consume CO_2 y desprende O_2 , la **intensidad fotosintética** puede determinarse experimentalmente midiendo el volumen de CO_2 consumido o de O_2 desprendido.

Los factores ambientales que afectan a la fotosíntesis son:

- a) **Concentración de CO_2 en el medio.**- Si la iluminación es constante, la intensidad fotosintética aumenta con la concentración de dióxido de carbono en el medio (Figura 17.6). Esto es debido a que a mayor concentración de CO_2 mayor será la velocidad a la que la ribulosa difosfato carboxilasa fijará el CO_2 en el ciclo de Calvin.
- b) **Intensidad de la iluminación.**-En

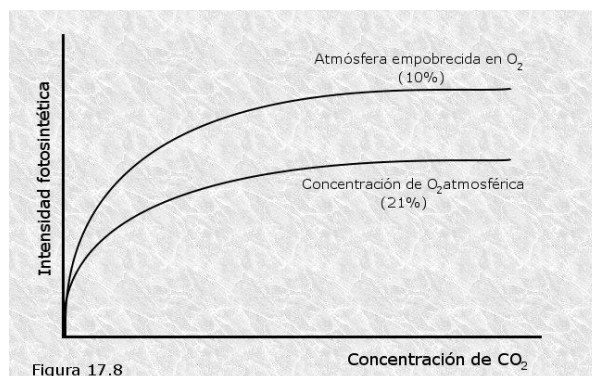


general la intensidad de la iluminación aumenta el rendimiento de la fotosíntesis. Esto es debido a que cuantos más fotones de luz lleguen a los fotosistemas I y II, más cantidad de *ATP* y *NADPH* se obtendrán en la fase luminosa y en consecuencia más CO_2 se podrá fijar en la fase oscura. Sin embargo, si se sobrepasa un cierto límite de intensidad luminosa puede producirse la desnaturalización de los enzimas que actúan en el proceso con lo que la intensidad fotosintética disminuye bruscamente.



Si la concentración de CO_2 es muy baja la iluminación apenas influye sobre la intensidad fotosintética (de poco vale que se obtenga mucho *ATP* y *NADPH* en la fase luminosa si no hay CO_2 para fijar en la fase oscura). Sin embargo, a partir de un cierto valor en la concentración de CO_2 la intensidad de iluminación se convierte en un factor limitante para el proceso fotosintético (Figura 17.7).

- c) **Concentración de oxígeno.-** El O_2 tiene un efecto inhibitorio sobre la fotosíntesis: a mayor concentración de O_2 en el medio menor es la intensidad fotosintética (Figura 17.8). Esto es debido al fenómeno de la fotorrespiración.



- d) **Temperatura.-** Las reacciones fotoquímicas de la fase luminosa son independientes de la temperatura. Sin embargo, las reacciones de la fase oscura incrementan su velocidad con la temperatura tal como ocurre en cualquier reacción química. Todo ello siempre que no se alcance un valor tal que se provoque la desnaturalización de los enzimas, en cuyo caso la intensidad fotosintética disminuye bruscamente.

2.-ANABOLISMO AUTÓTROFO: QUIMIOSÍNTESIS.

La quimiosíntesis es un proceso que llevan a cabo las células quimiolitótrofas, las cuales son capaces de utilizar la energía liberada en la oxidación de moléculas inorgánicas sencillas para fijar la materia inorgánica en forma de materia orgánica. Sólo un reducido número de bacterias, entre las que destacan las bacterias del suelo que oxidan el amoníaco a nitritos y estos a nitratos, pueden llevar a cabo este proceso.

La quimiosíntesis, de manera análoga a la fotosíntesis consta de dos fases:

- En la primera fase, análoga a la fase luminosa de la fotosíntesis, se obtiene energía química en forma de *ATP* y coenzimas reducidos a partir de la oxidación de compuestos inorgánicos sencillos tales como amoníaco, nitritos, azufre y sus derivados, hierro y otros. Cada grupo de organismos quimiosintéticos está especializado en la obtención de energía a partir de un determinado tipo de compuestos inorgánicos.
- En la segunda, el *ATP* y coenzimas reducidos obtenidos en la fase

anterior son utilizados para reducir compuestos inorgánicos transformándolos en compuestos orgánicos. Esta segunda fase es muy similar, tanto para el carbono como para el nitrógeno, a la fase oscura de la fotosíntesis.

3.- ANABOLISMO HETERÓTROFO.

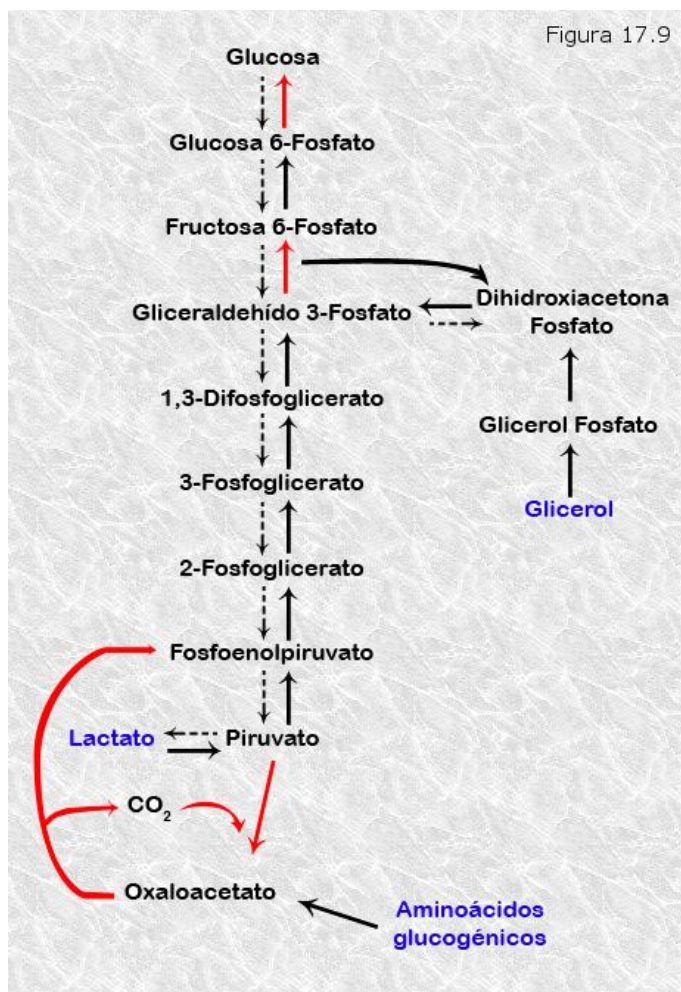
Las rutas del anabolismo heterótrofo son comunes para todas las células. En ellas se sintetizan macromoléculas fuertemente reducidas a partir de moléculas orgánicas relativamente oxidadas.

Las células autótrofas obtienen estas moléculas precursoras fabricándolas en el anabolismo autótrofo, mientras que las células heterótrofas las obtienen a partir del catabolismo de distintos tipos de biomoléculas ingeridos en el alimento.

El anabolismo heterótrofo es un proceso endergónico y como tal consume energía química que es aportada por el *ATP* y coenzimas reducidos. La mayoría de las reacciones del anabolismo heterótrofo tienen lugar en el hialoplasma de la célula; algunas finalizan en el retículo endoplasmático o en el aparato de Golgi.

Muchas rutas del anabolismo heterótrofo recorren en parte el camino inverso de las correspondientes rutas catabólicas aprovechando aquellas reacciones que son claramente reversibles. Las reacciones irreversibles se evitan dando "rodeos metabólicos".

A continuación haremos un breve resumen de las principales rutas del anabolismo heterótrofo:



a) Anabolismo de glúcidos.-

Se realiza en dos fases sucesivas: la síntesis de la glucosa y la síntesis de polisacáridos. La **síntesis de la glucosa** se realiza a partir del ácido pirúvico en una ruta denominada **gluconeogénesis** (Figura 17.9). Esta ruta recorre en gran parte el camino de la glucólisis en sentido ascendente. Cuando en este camino se encuentra una reacción irreversible se evita mediante una secuencia alternativa que consta de varias reacciones. En las células autótrofas los fosfatos de triosa obtenidos en el ciclo de Calvin se incorporan a la gluconeogénesis, de la cual son intermediarios, sirviendo así de nexo entre el anabolismo autótrofo y el heterótrofo. La **síntesis de polisacáridos** se lleva a cabo a partir de glucosa fosforilada en un proceso enzimático que consume energía del *UTP* o del *ATP*.

- b) **Anabolismo de lípidos.**- La síntesis de triacilglicéridos requiere glicerina y ácidos grasos. La **glicerina**, en forma de *glicerol-fosfato*, se obtiene por reducción de la dihidroxiacetona, o bien se recicla la que procede de la hidrólisis de otros lípidos. Los **ácidos grasos** se sintetizan a partir de *acetil-CoA* en un proceso catalizado por varios enzimas que forman el **complejo de la ácido graso sintetasa**. La síntesis de ácidos grasos requiere gran cantidad de poder reductor, que es aportado por el *NADPH*.
- c) **Anabolismo de proteínas.**- La síntesis de aminoácidos se realiza mediante reacciones de transaminación, inversas a las que tienen lugar en la degradación de los mismos, en las que el grupo amino del ácido glutámico es transferido a diversos esqueletos carbonados presentes en la célula, los cuales proceden del ciclo de Krebs o de otras rutas afines. El ensamblaje de los aminoácidos para formar proteína se lleva a cabo en los ribosomas siguiendo las instrucciones cifradas en la secuencia de nucleótidos del DNA.
- d) **Anabolismo de ácidos nucleicos.**- Aunque los nucleótidos, o sus componentes moleculares, que proceden de la hidrólisis de unos ácidos nucleicos generalmente se reciclan para sintetizar otros, a veces puede ser necesario sintetizarlos "ex novo". La ribosa y la desoxirribosa se obtienen en la ruta de las pentosas. El ácido fosfórico es un componente habitual de las células. Las bases nitrogenadas se sintetizan mediante complejas secuencias de reacciones que parten de los esqueletos de diversos aminoácidos.

3.1.-PANORÁMICA GENERAL DEL ANABOLISMO HETERÓTROFO.

Al igual que sucedía con el catabolismo, es conveniente adquirir una perspectiva global del anabolismo, tratando de entender que se trata de una actividad química que las células realizan con el objetivo de construir diferentes tipos de biomoléculas reducidas a partir de unos pocos precursores relativamente oxidados. Para ello será necesario utilizar energía procedente del *ATP* y de los coenzimas reducidos que las células autótrofas obtienen en la fase luminosa de la fotosíntesis y las células heterótrofas mediante el catabolismo de otras biomoléculas.